

Cambios temporales y espaciales de la familia Temoridae (Copepoda, Calanoida) en el nororiente de Venezuela (Mar Caribe Suroriental)

Temporal and spatial changes of the family Temoridae (Copepoda, Calanoida) in northeastern Venezuela (southeast Caribbean Sea)

Brightdoom Márquez-Rojas

Dra. en Ciencias, mención Ecología
Instituto Oceanográfico de Venezuela (IOV), Universidad de Oriente,
Núcleo Sucre. Cumaná – Venezuela
bmarquez2001@gmail.com
Orcid: 0000-0002-2703-8696

Huber Colina-Romero

Lic. Biología
Departamento de Biología, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente,
Sucre. Cumaná - Venezuela
hubercolinar@gmail.com
Orcid: 0009-0005-6318-4438

Luis Troccoli

Dr. en Ciencias Marinas
Instituto de Investigaciones Científicas, Facultad de Ciencias del Mar,
Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta.
Boca de Río – Venezuela
luis.troccoli@gmail.com
Orcid: 0000-0001-8684-6741

Artículo

Acta Oceanográfica del Pacífico

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

Acta Oceanográfica del Pacífico
DOI: <https://doi.org/10.54140/raop.v6i1.73>
Recibido 19 de marzo, 2024
Aceptado 02 de mayo, 2024
Vol 6. No.2 2024
ISSN: 1390-129X
ISSN: 2806-5522
Pg. 18-37

Resumen

Temora es un género representativo de los copépodos Calanoida y abunda en ecosistemas pelágicos tropicales. Se estudió la abundancia de machos, hembras, y la proporción de sexos de las especies de la familia Temoridae y su relación con las variables ambientales en el Parque Nacional Mochima entre diciembre 2015 a octubre 2016, en 3 estaciones externas y 3 internas. Las diferencias temporales significativas en temperatura, evidenciaron el periodo de surgencia costera (diciembre 2015, febrero y abril 2016). Se identificaron *Temora turbinata* y *T. stylifera*. *T. turbinata* fue más abundante que *T. stylifera*. La densidad de *T. turbinata* no varió temporalmente ($p > 0,05$); sin embargo, los mayores valores se registraron en las estaciones internas, mientras *T. stylifera* dominó en las estaciones externas. La abundancia de los adultos (machos y hembras) de *T. turbinata* durante el periodo de surgencia no mostró correlación ($p > 0,05$) con ninguna de las variables fisicoquímicas del agua, mientras que en los meses de relajación (junio, agosto y octubre 2016) se asociaron con el oxígeno disuelto. *T.*

turbinata, mostró una dominancia de hembras; los primeros estadios (C1 – CV) se detectaron durante el período de surgencia costera, indicando que la especie puede estar alimentándose de fitoplancton. Se propone *Temora* como especie indicadora de la trama trófica en la zona oriental de Venezuela.

Palabras clave: *Temora turbinata*, *Temora stylifera*, Copépodo, surgencia costera, Parque Nacional Mochima

Abstract

Temora is a representative genus of the Calanoida copepods and is abundant in tropical pelagic ecosystems. The abundance of males, females, and the sex ratio of the species of the Temoridae family and their relationship with environmental variables in the Mochima National Park were studied between December 2015 and October 2016, in 3 external and 3 internal stations. The significant temporal differences in temperature evidenced the period of coastal upwelling (December 2015, February and April 2016). *Temora turbinata* and *T. stylifera* were identified. *T. turbinata* was more abundant than *T. stylifera*. The density of *T. turbinata* did not vary temporally ($p > 0.05$); however, the highest values were recorded in the internal stations, while *T. stylifera* dominated in the external stations. The abundance of adults (males and females) of *T. turbinata* during the upwelling period did not show correlation ($p > 0.05$) with any of the physicochemical variables of the water, while during relaxation (June, August and October 2016) they were associated with dissolved oxygen. *T. turbinata*, showed a dominance of females; the first stages (C1 – CV) were detected during the coastal upwelling period, indicating that the species may be feeding on phytoplankton. *Temora* is proposed as an indicator species of the trophic web in eastern Venezuela.

Key words: *Temora turbinata*, *Temora stylifera*, copepod, coastal upwelling, Mochima National Park

Introducción

Dentro de la comunidad zooplanctónica, los copépodos constituyen el grupo funcional dominante y se consideran miembros claves en las redes tróficas acuáticas y marinas debido a su posición intermedia, que vincula la producción primaria con los consumidores en niveles más altos de la cascada trófica (Campos *et al.*, 2017). Los copépodos son la principal fuente de alimento para las larvas y juveniles de peces en todo el mundo (Lahnsteiner *et al.*, 2009). Presentan rápida respuesta a los cambios en las propiedades físicas y químicas del agua con lo que afecta su abundancia y distribución espacial (Smitha *et al.*, 2013). Además de los factores físicos,

también intervienen factores biológicos, como la presencia y abundancia de alimento, depredadores, ciclo de vida de los mismos organismos, migraciones verticales en la columna de agua, entre otros (Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994) que influyen en las fluctuaciones en la abundancia y en la estructura del zooplancton.

Dentro de la subclase Copepoda, el orden Calanoida domina abrumadoramente en el dominio pelágico (79,1 %), comprende aproximadamente 44 familias (Razouls *et al.*, 2024). La familia Temoridae, está integrada por 1 solo género marino: *Temora* y 1 género salobre: *Eurytemora* (Razouls *et al.*, 2024). El género *Temora* está ampliamente distribuido

en las aguas tropicales, subtropicales, templadas y sub-boreales, y conforman los miembros principales de la región superficial de la comunidad mesozooplancónica en aguas oceánicas, zonas neríticas y zonas estuarinas (Ara, 2002; Hwang *et al.*, 2004).

En estudios del zooplankton en las costas venezolanas, el Mar Caribe, el golfo de México, Florida y el Mar de los Sargazos, han sido registradas 3 especies del género *Temora* (*Temora turbinata*, *T. stylifera* y *T. longicornis*) (Márquez-Rojas y Zoppi, 2023; Razouls *et al.*, 2024). *Temora* Baird, 1850 es un género común que habita en el área marina costera y, a menudo, constituye el grupo herbívoro dominante (Chang *et al.*, 2014). Entre estas, *T. turbinata* (Dana, 1849) está ampliamente distribuida en zonas tropicales, subtropicales y las aguas templadas del Atlántico, Pacífico y Océano Índico, excepto en el Pacífico oriental (Bradford-Grieve *et al.*, 1999). Es frecuente en la superficie de las comunidades planctónicas hasta una profundidad de 200 m y a menudo presentan elevada abundancia en las aguas costeras y alrededor de los estuarios (Ara, 2002). El ámbito de distribución cubierto por *T. turbinata* es amplio, incluyendo Brasil (Ara, 2002; Rimoldi, 2008), India (Ali-Khan, 2006), Taiwán (Hwang *et al.*, 2004), Nueva Zelanda y Australia, incluidas áreas de la Gran Barrera de Coral (Bradford-Grieve *et al.*, 1999). En el Pacífico occidental, el Golfo de México y el Caribe, suele ser el miembro dominante de las comunidades del mesozooplankton (Medellín-Mora y Navas, 2010; Morales-Ramírez, *et al.*, 2018). Por su parte, *Temora stylifera* es endémica del Océano Atlántico y de regiones adyacentes, principalmente entre las latitudes 40°N-35°S a lo largo de las costas americanas y 45°N-5°S en el Atlántico oriental y el Mediterráneo (Razouls *et al.*, 2024).

Los copépodos en general han sido estudiados como indicadores de masas de agua. Tal es el caso de *T. turbinata* asociada con los eventos de relajación y su presencia está relacionada a zonas costeras y estuarinas, mientras que *T. stylifera* está referida con los eventos de surgencia costera,

asociada al fitoplancton y microzooplankton, y se puede detectar en regiones más alejadas de la costa (Ara, 2002; Rimoldi, 2008).

Entre estas dos especies existe una relación muy interesante; el primer registro de *T. turbinata* se ubicó en las costas de Brasil en la década de los 80 (Araujo y Montú, 1993) en el estuario de Vasa-Barris. Estudios faunísticos anteriores a esa fecha para la misma región, confirman la ausencia de este copépodo por lo que se considera invasor exótico (Lopes *et al.*, 1999). En el Sistema lagunar estuarino de Cananéia-Iguape (Sao Paulo, Brasil), *T. turbinata* sustituyó a su congénere *T. stylifera*, que antiguamente era una de las principales especies de copépodos (Ara, 2002; Rimoldi, 2008). *T. turbinata*, se ha tornado una de las especies más abundantes en los estuarios y en la plataforma continental de Brasil en los últimos años (Ara, 2002; David-Santos y Correa-Meuer, 2016). Villac *et al.* (2009) registraron la presencia de *T. turbinata* en la Bahía de Sepetiba, Río de Janeiro, Brasil y posteriormente la caracterizaron como especie “establecida” y frecuente en las costas brasileñas, sin presentar impactos ecológicos aparentes.

En Venezuela, *T. turbinata* es una de las especies más abundantes y frecuentes sobre la plataforma continental, asociada con alta temperatura, durante la época de relajación. No obstante, es importante destacar su abundancia y frecuencia y en algunos casos como la especie dominante y constante en los estudios sobre el zooplankton en general en la zona nororiental del país, específicamente en el golfo de Cariaco (Márquez-Rojas *et al.*, 2020, 2023), en la Bahía de Mochima (Márquez-Rojas *et al.*, 2008; Márquez-Rojas y Zoppi de Roa, 2017) y Cuenca de Cariaco (Márquez *et al.*, 2009). En ese sentido, es importante mencionar que a pesar de que *T. stylifera* no es tan abundante y frecuente ha sido reportada para el golfo de Cariaco y bahía de Mochima (Márquez *et al.*, 2008; Márquez-Rojas y Zoppi de Roa, 2017, 2023). Sin embargo, se reportó la mayor dominancia de *T. stylifera* en el estrato superficial de la

cuenca de Cariaco en el estudio de Márquez *et al.* (2009).

Hasta la fecha, existe poca información de la composición de las poblaciones de *T. turbinata* y *T. stylifera*, como de la proporción de sexos y la proporción de copepoditos y adultos en el Parque Nacional Mochima (PNM). Estas especies son componentes importantes del zooplancton. Por lo tanto, es importante y necesaria una investigación exhaustiva de su biología y ecología. Por consiguiente, en el presente estudio, se midió la abundancia de copepoditos y adultos masculinos y femeninos de *T. turbinata* y se compararon los patrones de distribución espacio temporal en el PNM para explicar: (1)

la composición estacional de las poblaciones de *T. turbinata* y *T. stylifera* en el zooplancton; (2) si la distribución geográfica de las dos especies está correlacionada con la ubicación de las estaciones; (3) la abundancia y la estructura sexual de *T. turbinata* está relacionada con las dos épocas climáticas características de la zona nororiental del país.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Mochima (PNM), ubicado en la región nororiental de Venezuela. Las estaciones de muestreo se ubicaron en zonas del archipiélago Las Caracas (estaciones externas) y dentro de la bahía de Mochima (estaciones internas; Figura 1).

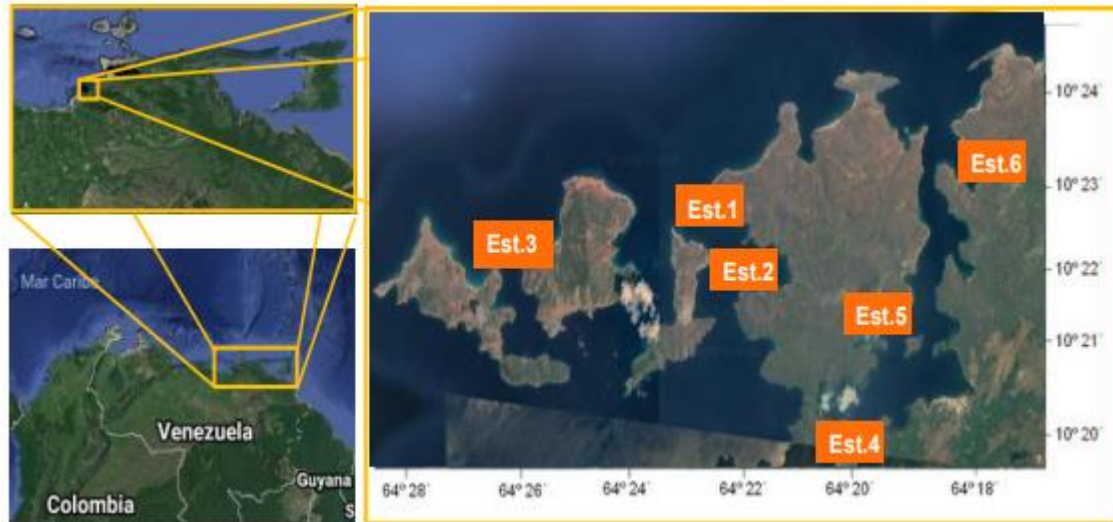


Figura 1. Ubicación geográfica del estado Sucre, (B) Bahía de Mochima e Islas Caracas, del PN. Mochima y (C) estaciones de estudio dentro de la bahía de Mochima e Islas Caracas.

Las estaciones externas (estaciones: 1, 2, 3) comprenden un sistema de islotes ubicados en el extremo norte del PNM, consideradas estaciones oceánicas, con playas arenosas con perfiles de profundidades > 20 m y limitadas por arrecifes coralinos someros en la parte costera y formaciones de octocorales en su parte más profunda (Fariña *et al.*, 2014). Las estaciones internas, se ubican dentro de la bahía de Mochima, caracterizadas por una topografía suave y regular con una profundidad máxima de 60 m; dicha bahía es somera y alargada rodeada por manglares (*Rhizophora mangle*) y con fondos de

praderas de *Thalassia testudinum* (Fariña *et al.*, 2014).

Metodología

Estudio de Campo

Las muestras fueron recolectadas bimestralmente durante un año (diciembre 2015 a octubre 2016) en 3 estaciones externas (estaciones 1, 2 y 3) y 3 internas (estaciones 4, 5 y 6; Figura 1). Se realizaron dos calados simultáneos oblicuos (por encima de los 10 m de profundidad) a una velocidad de 1.5 nudos, desde una embarcación tipo

peñero durante 10 min a 50 metros de distancia de la costa mediante una red de bongo (30 cm de diámetro, 300 μm de tamaño de malla y 180 cm de longitud). Se utilizó un flujómetro digital (General Oceanic), en el centro de la boca de la red para calcular el volumen de agua filtrada. Las muestras de zooplancton se conservaron inmediatamente en formaldehído diluido al 4%, preparado con agua de mar filtrada y neutralizado con tetraborato de sodio para su posterior identificación y conteo de abundancia en el laboratorio. En cada muestreo y para cada estación, se midió la temperatura superficial del agua ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (ups) y oxígeno disuelto ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) mediante una sonda multiparamétrica (YSI 556).

Análisis cualitativo y cuantitativo

Se analizaron tres muestras por estación, las cuales fueron concentradas (400 mL) y se extrajeron 3 submuestras de 10 mL con una pipeta Stempel. Luego, se colocaron en una cámara de Bogorov y posteriormente fueron analizadas bajo un microscopio estereoscópico Motic® SMZ-168. A partir de esta muestra se procedió a cuantificar e identificar a las especies de la familia Temoridae, empleando un microscopio óptico Motic® BA300, con la ayuda de los lentes objetivos de 10x y 40x. La ubicación taxonómica de las especies de la familia Temoridae se realizó con la ayuda de referencias taxonómicas (Campos-Hernández y Suárez Morales, 1994; Bradford-Grieve *et al.*, 1999; Razouls *et al.*, 2024). Posteriormente, los ejemplares fueron clasificados según su estadio de desarrollo en los diferentes estados de copepoditos, que van del estadio I al V y se identifican como CI, CII, CIII, CIV y CV, hembra adulta (HA) y machos adultos (MA), utilizando como guía principal lo establecido por Carotenuto (1999). La abundancia se expresó como individuos por metro cúbico (ind. m^{-3}).

Análisis estadísticos

Para establecer posibles diferencias temporales (meses) y espaciales (estaciones), entre las variables físico

químicas y los índices comunitarios, se empleó la prueba de Kruskal-Wallis (K-W), luego de comprobar el no cumplimiento de los supuestos de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homocedasticidad (prueba de Levene) (Zar, 1999). En los casos de diferencias significativas se realizó la prueba a posteriori de Dunn para evaluar las diferencias en cada parámetro ambiental y la abundancia de los copépodos y de *T. turbinata*. La comparación entre las épocas (surgencia: diciembre, febrero, abril y relajación: junio, agosto, octubre) se realizó con la prueba no paramétrica de Mann-Whitney. Las pruebas estadísticas, modelos, figuras exploratorias y demás rutinas se desarrollaron utilizando el Software Libre R v 4.2.2, bajo la interfaz gráfica R Studio (R CORE TEAM 2016). Los resultados fueron graficados en diagramas de cajas y bigotes (Box-Plot) para proporcionar una mejor representación visual de los análisis.

Las posibles relaciones entre las variables se determinaron con un Análisis de Componentes Principales (ACP) a partir de una matriz de correlación múltiple. Se utilizó un total de 90 muestras para calcular similitudes en un análisis de agrupamiento utilizando la distancia euclidiana con la estrategia del vecino más cercano. Por último, para establecer la relación entre las variables físicoquímicas y los diferentes estadios sexuales de *T. turbinata*, se realizó un análisis de correlación múltiple usando el coeficiente de correlación de Spearman por rango (Zar, 1999).

Resultados

Condiciones hidrográficas

La temperatura superficial del agua registró valores entre 24,7 y 29 $^{\circ}\text{C}$ de diciembre 2015 a abril 2016 y entre 27 y 30,2 $^{\circ}\text{C}$ de junio a octubre 2016; se hallaron diferencias temporales significativas (K-W= 19,73, Test de Dunn: $p < 0,05$; Figura 2A); en febrero se registró la temperatura más baja (24,7 $^{\circ}\text{C}$), mientras que en octubre se detectó la temperatura superficial más cálida (30,2 $^{\circ}\text{C}$).

Entre los dos períodos estudiados no se detectaron diferencias significativas ($W=1,167$; $p > 0,05$; Figura 2B). En general, las estaciones internas fueron más cálidas que las externas, el valor mínimo registrado fue de $24,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ en la estación 6 en febrero 2016, mientras que en junio se registró el promedio de temperatura más alto ($> 27^{\circ}\text{C}$). Sin embargo, no se hallaron diferencias significativas entre las estaciones ($K-W= 8,87$; $p > 0,05$).

La salinidad osciló entre $34,2$ registrada en la estación 4 en junio 2016 y $39,98$ en la estación 1 en febrero 2016; no se detectaron diferencias significativas entre meses ni

estaciones ($K-W= 10,51$; $K-W= 9,68$; $p > 0,05$, respectivamente, (Figura 2C). Solo se detectaron diferencias significativas entre los dos periodos estudiados ($W=1,66$; $p < 0,05$), registrando los valores más altos en el período surgencia (Figura 2D).

El oxígeno disuelto fluctuó con un valor mínimo de $5,4\text{ mg.L}^{-1}$ en la estación 5 en junio 2016 y un máximo de $8,4\text{ mg.L}^{-1}$ en las estaciones 2 y 3 en febrero 2016. No se encontraron diferencias temporales ni espaciales significativas ($K-W = 10,37$; $K-W = 9,82$; $p > 0,05$, respectivamente; (Figura 2E). Tampoco los periodos mostraron diferencias significativas ($W=1,0$; $p > 0,05$, Figura 2F).

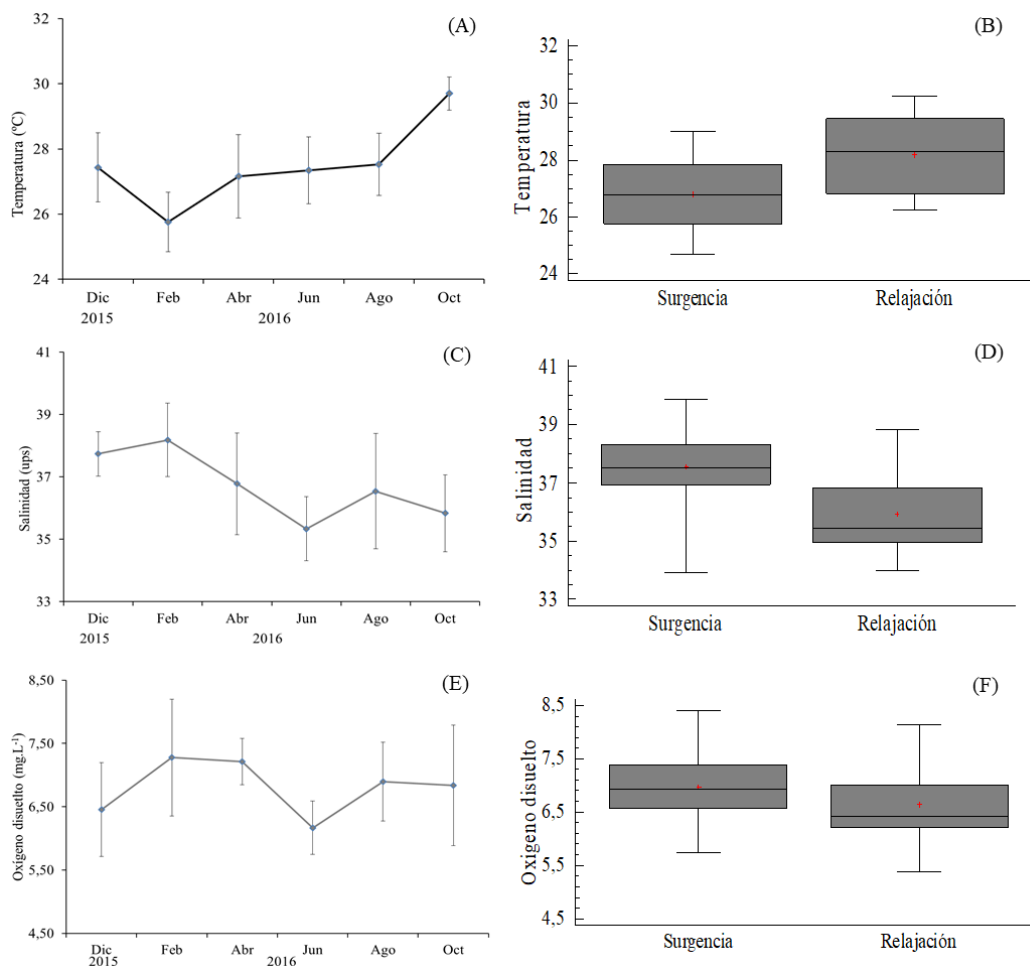


Figura 2. Variación temporal de la temperatura superficial del agua (A), salinidad (C) y del oxígeno disuelto (E). Diagramas de cajas y bigotes de la temperatura (B), salinidad (D) y oxígeno disuelto (F) por los periodos estudiados, en el PN. Mochima, estado Sucre, Venezuela.

Relación densidad copépodos/Temora

En general, la composición zooplanctónica estuvo dominada por los copépodos; fueron abundantes en junio, agosto y octubre 2016,

alcanzando una densidad de 760 ind.m⁻³, 730 ind.m⁻³ y 459 ind.m⁻³

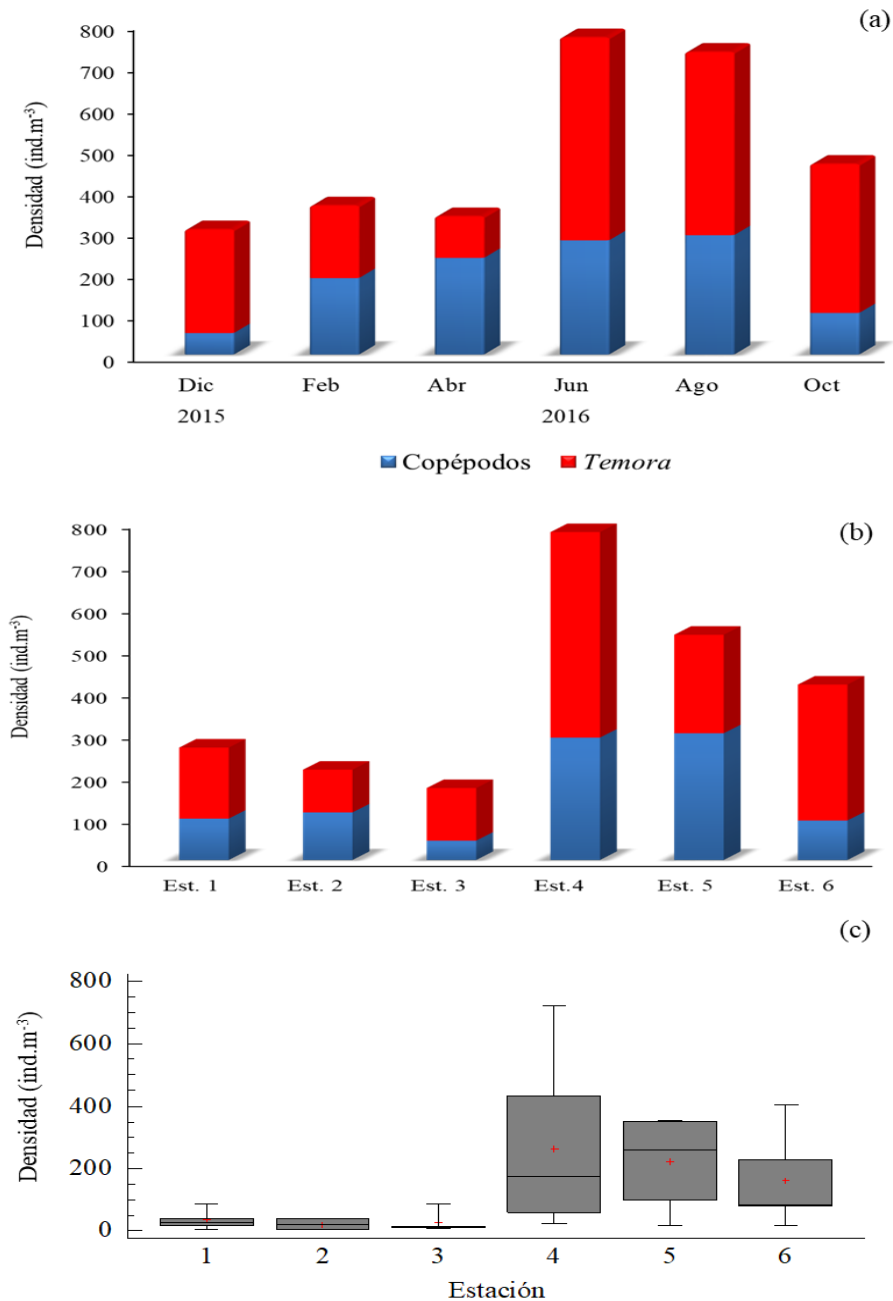


Figura 3.-Variación temporal (A), espacial (B, C) de la densidad de copépodos y de especies de *Temora* (ind.m⁻³) en el PN. Mochima, estado Sucre, Venezuela.

³, respectivamente (Figura 3a). Dentro de la clase Copepoda, el género *Temora* fue el más

abundante; sobresalió entre un 60 – 70% en abundancia relativa en junio, agosto y octubre 2016, con 489 ind.m⁻³, 442 ind.m⁻³ y 350 ind.m⁻³

³, respectivamente (Figura 3a). No se encontraron diferencias temporales significativas del género *Temora* (K-W=7,83; $p > 0,05$). Con respecto a las estaciones, se hallaron diferencias significativas (K-W = 16,47, Test de Dunn: $p < 0,05$, Figura 3b,c), la mayor densidad de estos crustáceos se registró en las estaciones internas, detectándose los valores más altos en la Est. 4 (488 ind.m⁻³), Est. 5 (234 ind.m⁻³) y Est. 6 (322 ind.m⁻³; Figura 3b,c). Entre los periodos estudiados, no se encontraron diferencias significativas ($W = 0,38$, $p > 0,05$).

Especies del género *Temora*

Las especies identificadas fueron *Temora turbinata* y *Temora stylifera*. *T. turbinata* dominó durante todo el periodo de muestreo, con porcentajes de abundancias altos (> 70%) en todos los meses. Sin embargo, *T. stylifera* también se detectó durante casi todos los meses de estudio, pero con porcentajes de abundancias relativamente bajos (6 – 13%), excepto en abril cuando no fue detectada (Figura 4a).

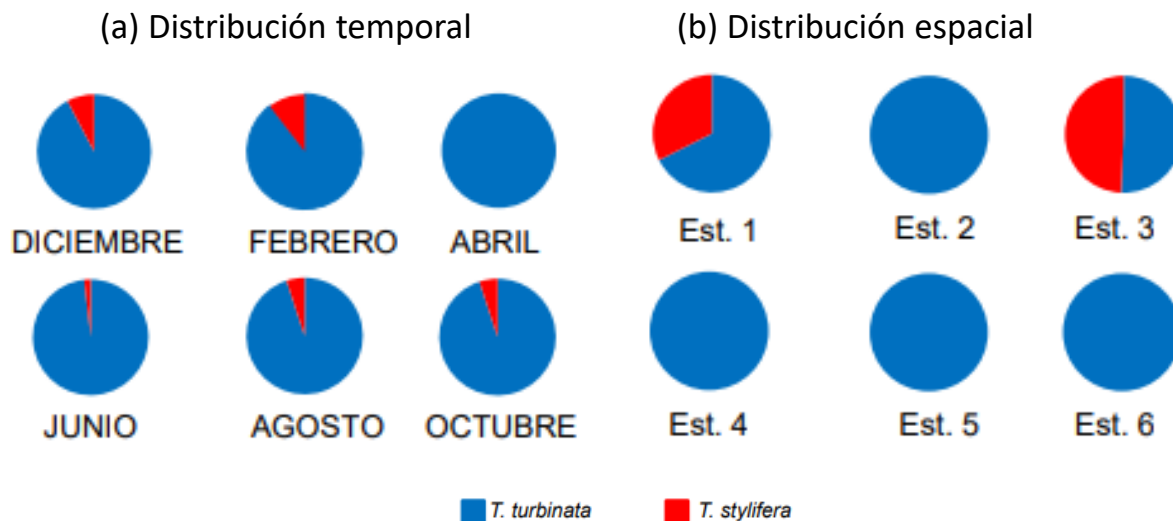


Figura 4. Distribución porcentual de la variación temporal (a) y espacial (b) de *T. turbinata* y *T. stylifera* en el Parque Nacional Mochima, entre diciembre 2015 y octubre 2016.

Temora turbinata siempre fue más abundante en las estaciones internas (Est. 4,5,6), corroborado con la prueba estadística ($W=0,66$, $p < 0,05$, Figura 4b), mientras que *T. stylifera* fue más abundante en las estaciones externas (Est. 1 y 3; Figura 4b).

Distribución espacio-temporal de la estructura etaria de *Temora turbinata*

Durante el periodo de estudio se observó una dominancia de los adultos sobre los copepoditos. Los copepoditos fueron abundantes en diciembre 2015,

recolectándose también en febrero y abril 2016 en menor proporción. Los adultos dominaron a partir de junio 2016, coincidiendo con la época de relajación (Figura 5). En diciembre 2015, la abundancia de los copepoditos CI-CIII fue de 39 y 43 ind.m⁻³ en las estaciones 4 y 5, respectivamente, mientras que para los estadios CIV-CV fue de 34 ind.m⁻³ en la estación 4; para este mes, las hembras fueron más abundantes que los machos, sus mayores densidades se obtuvieron en las estaciones 4 y 5 (90 y 170 ind.m⁻³, respectivamente). A partir de febrero disminuyó la densidad de copepoditos. Sin embargo, se contabilizaron copepoditos CI-

CIII y CIV-CV, ambos estadios con 13 ind.m⁻³. Los machos y hembras mantuvieron la misma tendencia que el mes anterior. En abril se reportaron copepoditos CI-CIII y CIV-CV en la estación 1, con 30 y 14 ind.m⁻³, respectivamente, mientras que en el resto de las estaciones se identificaron solamente estadios CI-CIII con valores entre 14 – 17 ind.m⁻³; las hembras fueron más abundantes que los machos. Sin embargo, las densidades fueron relativamente bajas (20 – 70 ind.m⁻³; Figura 5c). A partir de junio se contabilizaron solamente adultos; en este mes se contabilizaron las mayores densidades de todo el estudio, principalmente en las estaciones internas con el dominio de las

hembras (200 – 500 ind.m⁻³). En agosto y octubre, se cuantificaron solamente adultos en todas las estaciones, aunque con las mayores densidades en las estaciones internas, con valores entre 30 – 110 ind.m⁻³ y 10 – 200 ind.m⁻³ para las hembras y 13 – 44 ind.m⁻³ y 5 – 70 ind.m⁻³ para los machos, respectivamente (Figura 5e,f).

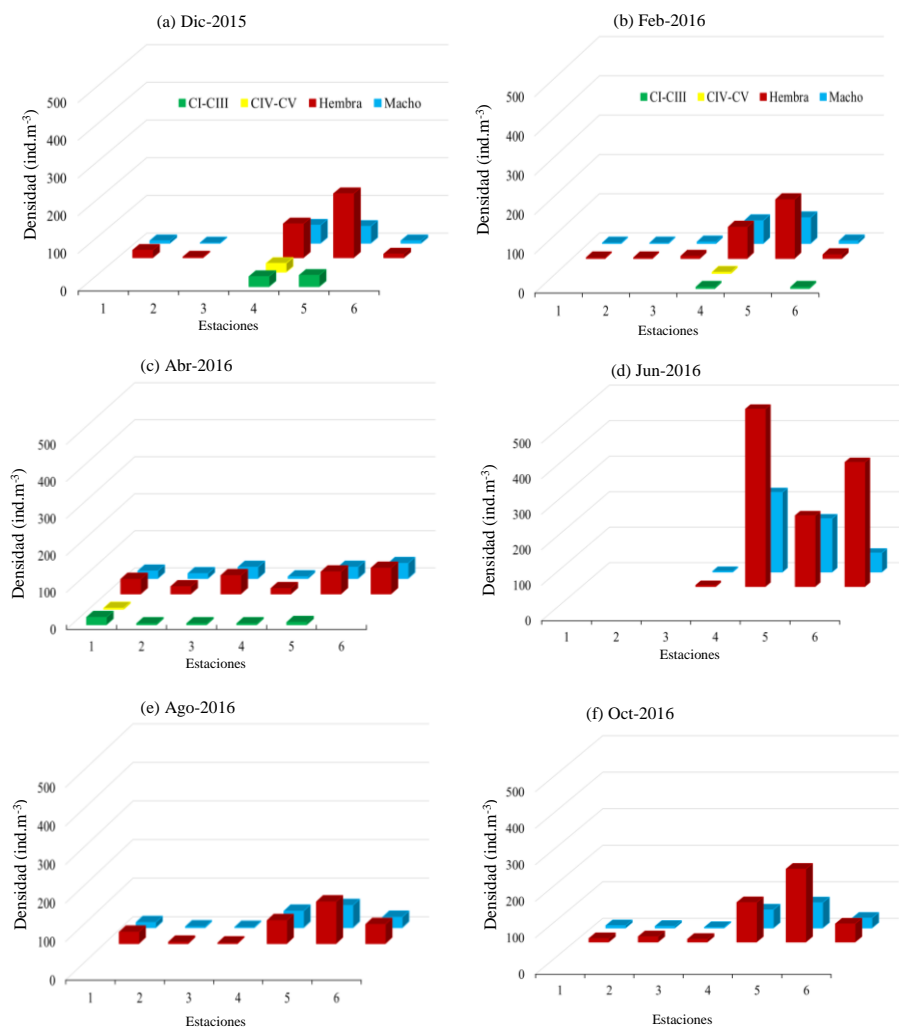


Figura 5. Variación temporal y espacial de la densidad de la proporción sexual de *T. turbinata* en el Parque Nacional Mochima

Los resultados del análisis de clasificación (Cluster) se dividen principalmente en dos grupos (Figura 6). El primer grupo (grupo A) con una distancia de separación corta (100) entre ellas, contiene las muestras de las estaciones externas. El segundo grupo (grupo B) está dividido a su vez en dos grupos, un

grupo pequeño formado por las estaciones 5 y 6 a una distancia de 300 y este a su vez unido a la estación 4; este segundo grupo corresponde a las estaciones internas (Figura 6). Los resultados del dendrograma demostraron que existían diferencias claras entre las poblaciones de *T. turbinata* entre estaciones.

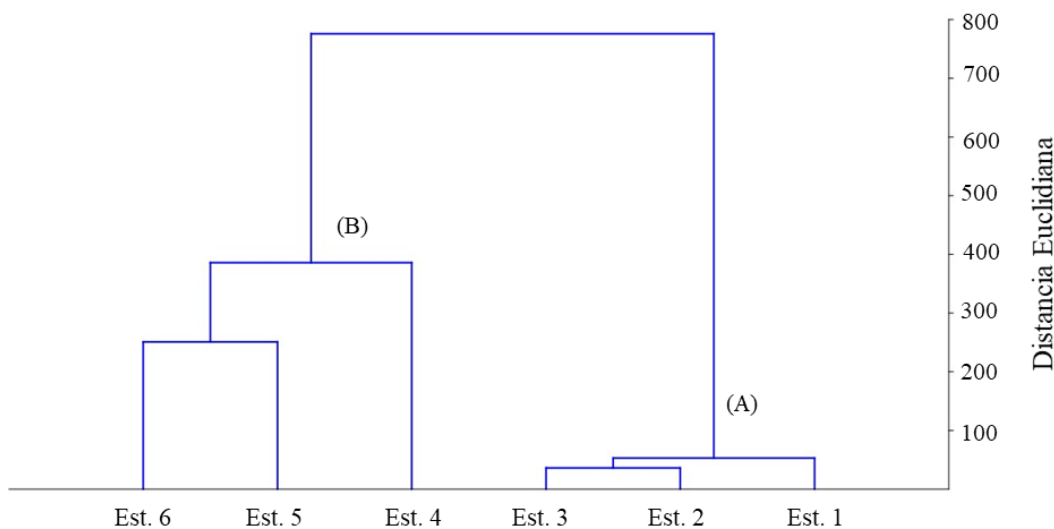


Figura 6. Análisis de clasificación por estaciones de diferentes muestras de *Temora turbinata* utilizando distancias euclidianas y estrategia de agrupamiento del vecino más cercano en el Parque Nacional Mochima.

La abundancia de todos los adultos, así como de los machos y hembras de *T. turbinata* durante el período de surgencia no se correlacionaron significativamente con ninguna de las variables físico-químicas del agua ($p > 0,05$; Tabla 1), mientras que los copepoditos tuvieron una correlación significativamente negativa con la salinidad ($r = -0,588$, $p < 0,05$). A diferencia del periodo de relajación, que la abundancia de todos los adultos, así como de los machos y hembras

de *T. turbinata* se correlacionaron negativamente con el oxígeno disuelto ($r = -0,535$; $p < 0,05$). Vale la pena señalar que durante la surgencia, hubo correlación significativamente positiva entre la abundancia de todos los adultos y la abundancia de machos, hembras y copepoditos ($r = 0,976$, $0,998$ y $0,579$ $p < 0,001$, respectivamente), mientras que en relajación también se correlacionaron significativamente con machos y hembras ($r = 0,968$, $r = 0,999$ $p < 0,001$, respectivamente) (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados del análisis de correlación de Spearman por rango de toda la abundancia de adultos (individuos m⁻³), abundancia masculina, abundancia femenina y abundancia de copepoditos de *Temora turbinata*. El valor representa la correlación (r), el valor entre paréntesis representa p y ausencia de copepoditos en relajación (--), * diferencias significativa, ** diferencias muy significativas.

	Abundancia todos adultos	Abundancia Machos	Abundancia Hembras	Abundancia Copepoditos	
SURGENCIA	Salinidad	-0,204 (0,414)	-0,245 (0,326)	-0,211 (0,399)	-0,588 (<0,05)*
	Temperatura	0,436 (0,081)	0,322 (0,198)	0,442 (0,077)	0,389 (0,119)
	Oxigeno	-0,349 (0,162)	-0,360 (0,149)	-0,368 (0,141)	-0,199 (0,426)
	Abundancia todos adultos		0,976 (<0,001)**	0,998 (<0,001)**	0,579 (<0,001)**
	Abundancia Machos			0,967 (<0,001)**	0,544 (<0,001)**
	Abundancia Hembras				0,590 (<0,001)**
	RELAJACIÓN	Salinidad	-0,446 (0,084)	-0,502 (0,052)	-0,435 (0,092)
Temperatura		0,318 (0,217)	0,318 (0,217)	0,329 (0,203)	--
Oxigeno		-0,535 (<0,001)**	-0,535 (<0,001)**	-0,534 (<0,001)**	--
Abundancia todos adultos			0,968 (<0,001)**	0,999 (<0,001)**	--
Abundancia Machos				0,967 (<0,001)**	--

Discusión

La abundancia de los copépodos varió significativamente entre los dos períodos estudiados, registrando los mayores valores durante la relajación. Estos resultados no se relacionan con el comportamiento característicos de la zona nororiental de Venezuela, sujeta a un centro activo de surgencia, tal y como ha sido descrito por diversos autores (Rueda-Roa *et al.*, 2018) con el ascenso de masas de agua subsuperficiales, con alta concentración de nutrientes y menor temperatura, que también

se manifiesta en un incremento de las comunidades planctónicas y/o el régimen de productividad primaria en las capas superficiales (Rivas-Rojas *et al.*, 2007). En el presente estudio, la densidad baja de copépodos durante la surgencia, muestran un efecto antagónico, debido posiblemente a la intensidad y fluctuaciones de la surgencia durante los días del muestreo, así como por el efecto cascada de las relaciones depredador-presa que resultan en la disminución drástica del zooplancton (Carpenter *et al.*, 2001), que

posteriormente durante la relajación, el zooplancton vuelve a tener un repunte en su abundancia. Este comportamiento sería producto de la respuesta de las comunidades a los cambios hidrográficos, que en la zona tropical generalmente no son lineales y que presentan una relación consistente en forma de domo o cúpula llamado “ventana ambiental óptima” que fue introducido por Cury y Roy (1989) y descrito ampliamente por Botsford *et al.* (2003, 2006). La relación en forma de cúpula entre las condiciones físicas y la productividad biológica refleja una compensación entre dos procesos, ambos relacionados con la surgencia: (i) el suministro de nutrientes, que es controlado por la fuerza del viento y la estratificación cercana a la superficie y (ii) pérdida de plancton debido a la advección costa afuera asociada con la surgencia (Botsford *et al.*, 2003, 2006; Romero *et al.*, 2020). Este mismo patrón fue encontrado en las investigaciones de Márquez-Rojas *et al.* (2016) en el estudio del mesozoplancton en el golfo de Cariaco, Venezuela.

Sobre las diferencias espaciales, la abundancia de copépodos y los ejemplares de *Temora* fueron más abundantes en las estaciones internas y claramente se observó en el dendrograma. Este mayor incremento, podría estar relacionado con la influencia de las escorrentías de las lluvias, el cual es un fenómeno estacional, por lo que habría que considerar que las precipitaciones también son una fuente importante de nutrientes alóctonos en ambientes costeros que favorecen la productividad del fitoplancton (Ferraz-Reyes y Fernández, 1990). En ese sentido, la bahía de Mochima es un sistema semi-cerrado en el cual los efectos de las lluvias, durante el período de relajación, se incrementan por tener un tiempo relativamente largo de residencia hidráulico. Por lo tanto, los aportes de nutrientes exógenos pueden tener un efecto de la fertilización ya sea inmediatamente o después de un tiempo (Jordan *et al.*, 1991). Esto último

quedó confirmado con los registros de densidad más elevados de copépodos durante el período de relajación y en especial en las estaciones internas en la presente investigación. Estos resultados coinciden con Márquez-Rojas *et al.* (2008) quienes reportaron los mayores valores de densidad zooplanctónica en las estaciones internas de la bahía de Mochima, entre los 10 y 15 metros de profundidad. Así mismo, estos resultados coinciden con otras zonas del Caribe, como los de Carrillo-Baltodano y Morales-Ramírez (2016) y Morales-Ramírez *et al.* (2018) quienes encontraron mayor concentración de zooplancton en estaciones cercanas a la costa con respecto a las estaciones alejadas en el mar Caribe mexicano y en el arrecife del Parque Nacional Cahuita, litoral Caribe de Costa Rica, respectivamente.

Temora turbinata fue la especie más abundante y dominante durante el periodo de muestreo, con una marcada diferencia espacial, dominando en las estaciones internas. Esto confirma su abundancia en las aguas costeras, tal y como ha sido señalado por Ara (2002) y Rimoldi (2008). También es importante destacar, que las densidades más altas de esta especie se hallaron en relajación, por lo cual podría ser considerada una especie indicadora de aguas cálidas, así como fue mencionado por Hwang *et al.* (2006) y Dur *et al.* (2007) en el noroeste de Taiwán, quienes encontraron que *T. turbinata* era más abundante en aguas con una temperatura >28 °C. Sin embargo, el análisis de correlación en relajación no demostró correlaciones con la temperatura, sino solamente con el oxígeno disuelto. Resultados similares coinciden con Yan-Guo *et al.* (2021) en el noreste de Taiwán, quienes encontraron los registros de máxima abundancia de *T. turbinata* en verano, atribuyéndoselo a posibles efectos de la temperatura. En ese sentido, *T. turbinata* es una especie nerítica epipelágica de aguas cálidas (Razouls *et al.*, 2024). Puede tolerar amplios rangos de temperatura (5 a 35 °C) y salinidad (20 a 45 ppt), aunque la temperatura

y salinidad ideales para su cultivo fueron 25–28 °C y 30–35 ppt, respectivamente (Yan-Guo *et al.* 2021). Esta especie se distribuye ampliamente en zonas tropicales, subtropicales y aguas templadas del Océano Atlántico, Pacífico e Índico, excepto en el Pacífico oriental (Bradford-Grieve *et al.*, 1999; Razouls *et al.*, 2024), y es a menudo una especie nativa y predominante en las comunidades mesozooplancónicas tropicales, en ambientes costeros y oceánicos del golfo de México y el Mar Caribe (Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994; Bradford-Grieve *et al.*, 1999). Lo antes expuesto, coincide con los antecedentes sobre la fauna de copépodos dominantes en la cuenca y golfo de Cariaco (Márquez-Rojas *et al.*, 2020, Márquez-Rojas y Zoppi de Roa, 2023), bahía de Mochima (Márquez *et al.*, 2008; Márquez-Rojas y Zoppi de Roa, 2017), así como del Mar Caribe y Caribe suroriental (Márquez-Rojas y Zoppi de Roa, 2023), donde mencionan a *T. turbinata* como una de las especies más abundantes y frecuentes en el nororiente del país. Por su parte, Yan-Guo *et al.* (2021) en el noreste de Taiwán, confirmaron que tiene una gran adaptabilidad y podría sobrevivir en diversos entornos. Por lo tanto, representa la especie de copépodo dominante y representativa del mesozooplankton en las aguas costeras de Taiwán; igualmente fue la especie más abundante en el Mar de Oman, Océano Índico, sin mostrar una clara estacionalidad, atribuible a su amplia variedad alimentaria, desde los nanoflagelados heterótrofos más pequeños (es decir, bucle microbiano) cuando las diatomeas son escasas hasta resistir períodos de abundancia limitada de fitoplancton (AlBusaidi y Claereboudt, 2023).

Temora turbinata, a pesar de ser una especie exótica para las costas de Brasil, ha llegado muchas veces a sobrepasar los valores de biomasa y abundancia de la especie nativa *T. stylifera* (Ara, 2002; Rimoldi, 2008). Sin embargo, Rimoldi (2008) en su estudio a lo

largo de la plataforma continental Sudeste de Brasil (PCSE), encontró discrepancia con este estudio, reportando diferencias temporales, con los mayores valores de abundancia de *T. turbinata* en verano para el hemisferio sur (enero), aludiendo que las altas concentraciones están relacionadas con la influencia de la disponibilidad (altas concentraciones de clorofila *a*) y calidad del alimento.

Por otra parte, *Temora stylifera* a pesar de ser menos abundante que *T. turbinata*, siempre estuvo representada en casi todos los meses de estudio, con mayores abundancias en las estaciones externas. Esto corrobora la preferencia de esta especie por aguas oceánicas, frecuente en regiones más alejadas de la costa, tal y como lo confirman, Ara (2002) y Rimoldi (2008). *T. stylifera*, es considerada una especie oceánica, típica de las aguas superficiales del mar Caribe y ha sido registrada en los trópicos ecuatoriales, en regiones adyacentes al noroeste del Atlántico, en el Caribe occidental, la corriente de la Florida, la corriente de la Guayana y en el Golfo de México (Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994; Razouls *et al.*, 2024). Por lo tanto, la presencia de esta especie en el área de estudio y en las estaciones externas, puede indicar posiblemente el ingreso de la corriente Ecuatorial del Caribe, debido a su asociación con aguas oceánicas provenientes del sistema de esta corriente, que se presenta con elevada salinidad y temperatura mayor a los 20 °C, tal y como lo mencionó Marsh *et al.* (2021).

Sobre la validez de los resultados, *T. turbinata* fue mucho más abundante que *T. stylifera*. Resultados similares fueron reportados por David-Santos y Correa-Meuer (2016) en la Bahía de Sepetiba, Brasil, señalando que la densidad de la especie invasora *T. turbinata* fue mayor que de la especie nativa *T. stylifera* en todo el período de muestreo, considerando a la segunda especie como accidental. Esta presencia accidental de la especie nativa

también fue observada en el trabajo de Villac *et al.* (2009), donde *T. stylifera* fue desplazada por la especie invasora *T. turbinata*, con gran representatividad dentro del grupo de los copépodos. Algunos otros trabajos realizados en los complejos estuarinos en Brasil también registraron un predominio de la especie invasora, incluso reportándola como una de las especies más importantes (Ara, 2002). Esta gran abundancia y dominancia de *T. turbinata* puede deberse a su hábito alimenticio, ya que es omnívora (Chang *et al.*, 2014; Razoul *et al.*, 2024).

La coexistencia de ambas especies en la zona de estudio puede ser debido a la sincronización de los ciclos de vida, ya que el tipo de dieta cambia según las etapas de desarrollo, tal y como lo mencionó Lanora *et al.* (1998), constatando que estas especies ocupan nichos diferentes en un mismo momento (Tseng *et al.*, 2020). Por otro lado, la sobreposición en la utilización de los recursos no necesariamente conlleva a una competición (Lakkis, 1994); la intensidad de la competición entre las especies no siempre está relacionada directamente al grado de sobreposición de nicho. Además, se observó en el presente estudio una cierta segregación horizontal en ambos periodos de estudios, con la especie *T. turbinata* más abundante en las estaciones costeras y *T. stylifera* en las estaciones más oceánicas.

Como es bien conocido, las poblaciones de copépodos en el campo están dominadas por etapas juveniles, normalmente la abundancia de copepoditos suele superar a la de los adultos (McKinnon y Duggan, 2014). Por ejemplo, los copepoditos representan entre el 27 - 41% de la abundancia total del zooplancton en el sureste del Mar Báltico (Polunia *et al.*, 2019), mientras que en las aguas costeras de Taiwán el porcentaje de copepoditos fue entre el 27 - 60% (Yan-Guo *et al.*, 2021). En esta investigación el porcentaje de copepoditos es muy inferior (< 10%) a lo reportado en otras áreas. El

porcentaje de copepoditos puede estar estrechamente relacionado con las diferencias en las estrategias y esperanza de vida de las diferentes especies.

Los estudios sobre los ciclos reproductivos en los copépodos planctónicos son fundamentales para la comprensión de los mecanismos que regulan las densidades de la población en el mar (Lanora *et al.*, 1989). Se sabe que *T. stylifera* presenta de 4 a 6 generaciones por año (Carotenuto, 1999) y *T. longicornis* de 2 a 6 generaciones; por lo tanto, son especies que presentan un bajo número de generaciones por año. Mientras, que para *T. turbinata*, Ara (2002) demostró 6 generaciones durante un año. Debido a que *T. turbinata* posee un ciclo de vida corto (Rimoldi, 2008) y como se indicó anteriormente, alto número de generaciones por año, le confieren ventaja reproductiva sobre las otras especies, llegando a ser abundante e incluso dominante sobre el grupo de los copépodos planctónicos. A pesar de que el ciclo de vida de esta especie no se estudió en la presente investigación, esta condición pudiera favorecer la mayor abundancia de esta especie en este estudio.

La estructura etaria de la población de *T. turbinata*, mostró dominancia de los adultos sobre los copepoditos. Los copepoditos CI - CIII, CIV - V de *T. turbinata*, se contabilizaron en los primeros meses del estudio, coincidiendo con el período de surgencia costera. Ferraz-Reyes y Fernández (1990) afirman que este fenómeno aporta gran concentración de nutrientes a la superficie dando origen a una elevada producción de fitoplancton. A pesar de que en este estudio no se analizó la abundancia y composición fitoplanctónica, es bien documentado para la zona nororiental del país, que en la época de surgencia costera hay mayor abundancia de fitoplancton (Ferraz-Reyes y Fernández, 1990; Rivas-Rojas *et al.*, 2007), por lo que posiblemente la predominancia de los primeros estadios juveniles o copepoditos de

T. turbinata, se contabilizaron en los primeros meses del estudio. Esta hipótesis, fue confirmada por Rimoldi (2008) en su estudio a lo largo de la Plataforma Continental Sudeste de Brasil (PCSE), quien encontró mayor abundancia de juveniles en verano para el hemisferio sur (enero), coincidiendo con valores elevados de clorofila *a* y fitoplancton. Por otra parte, Lopes (1997) por medio de la cuantificación de pigmentos del tracto digestivo encontró correlación significativa de *T. turbinata* con el total de clorofila *a*. De igual manera, Paffenhöfer (1998) en la plataforma noreste de Florida (USA) durante un evento de surgencia costera con elevada concentración de material particulado, fue asociado positivamente con la abundancia de *T. turbinata*.

Para el género *Temora*, las características que hacen la mayor diferencia entre los estadios de los copepoditos son el número de segmentos torácicos y segmentos urosomales libres, así como el número de patas nadadoras (Carotenuto, 1999); esta misma autora, indica a su vez, que el desarrollo completo de este género es de 19 días desde la primera etapa naupliar hasta la adulta. Los estadios tempranos de copepoditos de ambas especies *T. stylifera* y *T. turbinata* muestran esquinas puntiagudas posterolaterales del cefalosoma, finalmente las etapas tardías de copepoditos y los adultos de *T. turbinata* poseen una esquina postero-ventral del último segmento torácico más redondeada que en *T. stylifera* (Carotenuto, 1999; Razoul *et al.*, 2024). Partiendo de los supuestos anteriores, en la presente investigación, no se identificaron estadios tempranos, ni copepoditos de *T. stylifera*, dominando siempre en todas las estaciones y meses analizados los copepoditos de *T. turbinata*. Esto pudo deberse a varias razones; la primera, basada en lo que concluyó Rimoldi (2008) en su trabajo a lo largo de la PCSE, Brasil, donde no existe sincronía en el ciclo reproductivo de ambas especies; en segundo

lugar, a la baja abundancia registrada de los adultos de *T. stylifera* en la zona y por último, al hecho de que las hembras de *T. turbinata* no poseen saco ovígero, o sea sus huevos son liberados directamente en el agua (Kiørboe, 2006). Esta característica es una ventaja reproductiva, ya que los huevos que están retenidos en el saco ovígero están sujetos a morir en el caso de que la hembra muera, mientras que los huevos liberados al agua son independientes, pudiendo ser dispersos a áreas con características ventajosas para su desarrollo (Orsi *et al.*, 1983).

La proporción sexual de *T. turbinata* y *T. stylifera* en este trabajo estuvo dominada por las hembras durante todo el estudio. Estos resultados coinciden con Yan-Guo *et al.* (2021) en las aguas costera de Taiwan, indicando que la proporción de sexos de *T. turbinata* estuvo sesgada por las hembras; no obstante, Rimoldi (2008) para *T. turbinata*, en la PCSE, Brasil, encontró mayor cantidad de hembras en verano para el hemisferio sur (enero) y de machos en invierno (agosto), mientras que para *T. stylifera* la razón macho/hembra fue bastante próxima a 1, tanto en verano como en invierno. Esto último puede ser explicado, por el hecho que esta especie necesita de fecundación constante, pues no existe receptáculo seminal. Con una mayor proporción de individuos machos aumenta la oportunidad de encontrarse con las hembras, aumentando la probabilidad de más de una fecundación por hembra. Está documentado que el material depositado en espermátóforos es utilizado durante todo el periodo reproductivo (Kiørboe, 2006). Así, *T. stylifera*, según Ianora *et al.* (1989) necesita de apareamiento antes de cada camada. Por su parte, Gusmão y McKinnon (2009) mencionan que existen diferencias en la proporción sexual entre especies y estacionalmente dentro de una misma

especie. Asimismo, Moore y Sanders (1983) indican que las diferencias en la proporción sexual no pueden ser explicadas de manera simple como respuesta a las variaciones en temperatura y disponibilidad de alimento, sino a un conjunto de factores, desde características genéticas hasta comportamientos en respuesta a las variaciones ambientales, principalmente en los estadios más juveniles. Todo lo antes expuesto, representa una ventaja adaptativa para *T. turbinata*, contribuyendo a un mayor establecimiento en el área de estudio. Por otra parte, Gusmão y McKinnon (2009) y Hirst *et al.* (2010) sugieren que los sesgos de la proporción macho-hembra en los copépodos pelágicos son causados principalmente por la mortalidad diferencial por depredación de los sexos en la etapa adulta, además la falta de alimento puede causar proporciones de sexos sesgadas hacia las hembras, sobre todo por floraciones dañinas de dinoflagelados (Carotenuto *et al.*, 2011) y cianobacterias (Engström-Öst *et al.*, 2015). Por consiguiente, se deben llevar a cabo más investigaciones para comprender claramente la interacción de la proporción de sexos con la dinámica de las poblaciones.

Conclusiones

El ambiente hidrográfico en nuestra área de estudio estuvo caracterizado por el fenómeno de surgencia costera durante los primeros meses de la investigación con influencia hacia las estaciones internas de la bahía de Mochima y posteriormente el periodo de relajación. *T. turbinata* fue más abundante y dominante que su congénere *T. stylifera*; las mayores densidades de *T. turbinata* se registraron en las estaciones internas, a diferencia de *T. stylifera* que se hallaron en las estaciones externas. La abundancia de los adultos (machos y hembras) de *T. turbinata* durante el periodo de surgencia no mostró correlación con ninguna de las variables

fisicoquímicas del agua, mientras que en relajación se asociaron con el oxígeno disuelto. La estructura etaria de la población de *T. turbinata*, mostró una dominancia de adultos, con predominio de hembras; los primeros estadios se contabilizaron en los primeros meses del estudio, coincidiendo con el período de surgencia costera, indicando que la especie posiblemente puede estar alimentándose de fitoplancton y microzooplancton. La dinámica poblacional de estas especies aún está muy poco estudiada en la zona, por lo cual se requieren estudios con más detalle en el futuro. Además, se necesitará información sobre la disponibilidad de alimento, la mortalidad y una buena frecuencia de muestreo espacio temporales para comprender de manera integral la dinámica poblacional de una de las especies más abundante del mesozooplancton como es *T. turbinata* en el oriente venezolano.

Referencias

- AlBusaidi, S. & Claereboudt, M. 2023. Seasonal variations of surface mesozooplankton community structure in the Sea of Oman and the Arabian Sea. *Journal of Agricultural and Marine Sciences*, 28(1), 30-46.
- Ali-Khan, J. 2006. Adults and copepodite stages of *Temora turbinata* (Copepoda: Calanoida) from the Indian Ocean. *Pakistan Journal of Zoology*, 38(3), 201-205.
- Ara, K. 2002. Temporal variability and production of *Temora turbinata* (Copepoda, Calanoida) in the Cananeia Lagoon estuarine system. *Scientia Marina*, 66(4), 399-406.
- Araujo, H. & Montú, M. 1993. Novo regitro de *Temora turbinata* Dana 1894 (Copépoda, Crustacea) para águas Atlânticas. *Naupilus*, 1, 89-90.
- Botsford, L.W., Lawrence, C. A., Dever, E. P., Hastings, A. & Largier, J. 2003. Wind strength and biological productivity in

- upwelling systems: an idealized study. *Fisheries Oceanography* 12(4-5):245 – 25. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2003.00265.x>
- Botsford, L.W., Lawrence, C.A., Dever, E.P., Hastings, A. & Largier, J. 2006. Effects of variable winds on biological productivity on continental shelves in coastal upwelling systems. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(25–26): 3116-3140. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.07.011>.
- Bradford-Grieve, J. M., Markoseva, E. L., Rocha, C. E. & Abichi, B. 1999. Copepoda. En D. Boltovskoy (Ed), *South Atlantic Zooplankton* (pp. 869-1098). Leiden. The Netherlands, Backhuys Publishers.
- Chang, K.-H., Doi, H., Nishibe, Y., Nam, G.-S., & Nakano, S.-I. 2014. Feeding behavior of the copepod *Temora turbinata*: clearance rate and prey preference on the diatom and microbial food web components in coastal area. *Journal of Ecology and Environment. The Ecological Society of Korea*, 37(4), 225-229. DOI: <https://doi.org/10.5141/ecoenv.2014.027>.
- Campos, C.C., Garcia, T.M., Neumann-Leitao, S. & Soares, M.O. 2017. Ecological indicators and functional groups of copepod assemblages. *Ecological Indicators*. 83: 416–426. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.018>.
- Campos-Hernández, A. & E. Suárez-Morales. 1994. *Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe. 1. Biología y Sistemática*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. (CIQROII CONACYT). México.
- Carotenuto, Y. 1999. Morphological analysis of larval stages of *Temora stylifera* (Copepoda, Calanoida) from the Mediterranean Sea. *Journal Plankton Research*, 21, 1613-1632.
- Carotenuto, Y., Ianora, A. & Miralto, A. 2011. Maternal and neonate diatom diets impair development and sex differentiation in the copepod *Temora stylifera*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 396(2), 99–107. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.10.012>.
- Carpenter, S., Cole, J., Hodgson, J., Kitchell, J., Pace, M. & Bade, D. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological Monographs*, 71(2), 163-186.
- Carrillo-Baltodano, A. M., & Morales-Ramírez, A. 2016. Changes in abundance and community composition of coral reef zooplankton after 25 years in a Caribbean reef. *Revista de Biología Tropical*, 64(3), 1029-1040. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i3.21449>
- Cury, P. & Roy, C. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(4), 670- 680.
- David-Santos, E. & Correa-Meuer, B. 2016. Densidade dos copépodos *Temora stylifera* (Dana, 1849) e *Temora turbinata* (Dana, 1849) na Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista de Estudos Brasileños*, 2, 27-35.
- Dur, G., Hwang, J.S., Souissi, S., Tseng, L.C., Wu, C.H., Hsiao, S.H. & Chen, Q.C. 2007. An overview of the influence of hydrodynamics on the spatial and temporal patterns of calanoid copepod communities around Taiwan. *Journal Plankton Research*, 29(1), i97-i116. DOI: <https://doi.org/10.1093/plankt/fbl070>.

- Engström-Öst, J., Brutemark, A., Vehmaa, A., Mothwani, N.H. & Katajisto, T. 2015. Consequences of a cyanobacteria bloom for copepod reproduction, mortality and sex ratio. *Journal Plankton Research*, 37(2), 388–398. DOI: <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv004>
- Fariña, A., Méndez, E., Rabascal C., Márquez, A., Rojas, M., Peñuela, J., Rondón, J. & Flores, E. 2014. Cambios mensuales e intradiarios de la ictiofauna asociada a una playa arenosa en isla Caracas este, Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 53(2), 171-183.
- Ferraz-Reyes, E. & Fernández, E. 1990. Ciclo anual de las bacterias heterótrofas planctónicas y del fitoplancton en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 29(1&2), 43-56.
- Gusmão, L.F. & McKinnon, A.D. 2009. Sex ratios, intersexuality and sex change in copepods. *Journal Plankton Research*, 31(9), 1101–1117. DOI: <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp059>
- Hirst, A.G., Bonnet, D., Conway, D.V. & Kiørboe, T. 2010. Does predation control adult sex ratios and longevities in marine pelagic copepods? *Limnology and Oceanography*, 55(5), 2193–2206. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.5.2193>
- Hwang, J., Tu, Y., Tseng, L., Fang, L., Souissi, S., Fang, T., Lo, W., Twan, W., Hsiao, S., Wu, S., Peng, S., Wei, T. & Chen, Q. 2004. Taxonomic composition and seasonal distribution of copepods assemblage from waters adjacent to nuclear power plant I and II in northern Taiwan. *The Journal of Marine Science and Technology*, 12(5), 380-391.
- Hwang, J. S., Souissi, S., Tseng, L.C., Seuront, L., Schmitt, F., Fang, L.S., Peng, S.-H., Hsiao, S. H., ... & Wong, K. 2006. A 5-year study of the influence of the northeast and southwest monsoons on copepod assemblages in the boundary coastal waters between the East China Sea and the Taiwan Strait. *Journal of Plankton Research*, 28(10), 943-958.
- Ianora, A., Scotto-di-Carlo, B. & Mascellaro, P. 1989. Reproductive biology of the planktonic copepod *Temora stylifera*. *Marine Biology* 101,187-194.
- Jordan, T., Correll, D., Miklas, J. & Weller, D. 1991. Long-term trends in estuarine nutrients and chlorophyll, and short-term effects on variations in watershed discharge. *Marine Ecology Progress Series*, 75, 121-32.
- Kiørboe, T. (2006). Sex, sex-ratio, and the dynamics of pelagic copepod population. *Oceanologia*, 148: 40-50.
- Lahnsteiner, F., Kletzl, M. & Weismann, T. 2009. The risk of parasite transfer to juvenile fishes by live copepod food with the example *Triaenophorus crassus* and *Triaenophorus nodulosus*. *Aquaculture*, 295(1-2), 120–125. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.06.038>.
- Lakkis, S. 1994. Coexistence and competition within *Acartia* (Copepoda, Calanoida) congeners from Lebanese coastal water: Niche overlap measurements. *Hydrobiologia*, 292/293, 481-490.
- López, R. 1997. *Distribuição especial, variação temporal e atividade alimentar do zooplâncton no complexo estuarino de Paranaguá*. Curitiba. (Tesis de doctorado). Programa em Ciências, Zoologia. Sector de ciencias Biológicas. Universidad federal de Paraná, Brasil.
- López, R., Brandini, F. & Gaeta, S. 1999. Distributions patterns of epipelagic copepods off Rio de Janeiro (SE

- Brazil) in summer 1991-1992 and winter 1992. *Hydrobiología*, 411, 161-174. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1003859107041>
- Márquez-Rojas, B., Troccoli, L., Marcano, L., Morales, J., Allen, T., Marín, B. & Díaz-Ramos, J. 2008. Biomasa, Densidad y Composición de la Bahía de Mochima, Venezuela. *Gayana*, 72(1), 52-67. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-65382008000100008>
- Márquez-Rojas, B., Díaz-Ramos, J. R., Troccoli, L., Marín, B. & Varela, R. 2009. Densidad, biomasa y composición del zooplancton, en el estrato superficial de la cuenca de Cariaco, Venezuela. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44 (3), 737-749. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718-19572009000300019>
- Márquez-Rojas, B., Benítez-Brito, M. & Troccoli, L. 2016. Hidrografía y cambios estructurales del mesozooplancton en el golfo de Cariaco, en dos períodos contrastantes. *Revista Biodiversidad Neotropical* 6(2), 135-46. DOI: <https://doi.org/10.18636/bioneotropical.v6i2.346>
- Márquez-Rojas, B. & Zoppi de Roa, E. 2017. Zooplancton de la Bahía de Mochima: Retrospectiva y Prospectiva. *Saber, Universidad de Oriente, Venezuela*, 29, 59-71.
- Márquez-Rojas, B., Zoppi De Roa, E. & Zegarra-Narro, J. 2020. An Updated Checklist of Copepod Species (Arthropoda: Crustacea) from the Gulf of Cariaco, Venezuela. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 15(3), 143-150.
- Márquez-Rojas, B. & Zoppi de Roa, E. 2023. Copépodos planctónicos del Caribe nororiental y Atlántico venezolano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 52(2), 9-40. DOI: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2023.52.2.1187>
- Marsh, R., Addo, K. A., Jayson-Quashigah, P. N., Oxenford, H. A., Maxam, A., Anderson, R. & Tompkins, E. L. 2021. Seasonal predictions of holopelagic Sargassum across the tropical Atlantic accounting for uncertainty in drivers and processes: the SARTRAC ensemble forecast system. *Frontiers in Marine Science*, 8, 722524. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.722524>
- McKinnon, A.D. & Duggan, S. 2014. Community ecology of pelagic copepods in tropical waters. En Laurent Seuront (Ed.), *Copepods: Diversity, Habitat and Behavior* (pp. 25–49). Nova Science Publishers: New York, USA.
- Medellín-Mora, J. & Navas, G. 2010. Listado taxonómico de copépodos (Arthropoda: Crustacea) del Mar Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 39 (2), 265-306. DOI: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2010.39.2.151>
- Moore, E. & Sander, F. 1983. Physioecologic of tropical marine copepods. II Sex ratios. *Crustaceana*, 44,113-122.
- Morales-Ramírez, A., Corrales-Ugalde, M., Esquivel-Garrote, O., Carrillo-Baltodano, A., Rodríguez-Sáenz, K. & Sheridan, C. 2018. Estudios de zooplancton marino en Costa Rica: una revisión y perspectivas a futuro. *Revista Biología Tropical* 66(Supl. 1): S24-S41. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i1.33258>
- Orsi, J., Bowman, T., Marelli, T. & Hutchinson, A. 1983. Recent introduction of planktonic calanoid copepod *Sinocalanus doerrii* from mainland China to the Sacramento-San Joaquin

- Estuary of California. *Journal Plankton Research*, 5 (3), 357-375.
- Paffenhöfer, G. 1998. Feeding rates and behavior of zooplankton. *Bulletin of Marine Science*, 43 (3), 430-445.
- Polunia, J.J., Lange, E.K. & Krechik, V. A. 2019. Structure and Distribution of Autumn Zooplankton in the Southeastern Baltic Sea in 2015. *Oceanology*, 59, 66–74. DOI: <http://dx.doi.org/10.1134/S0001437019010181>
- Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J. & Desreumaux, N. 2024. *Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods*. *Marine Planktonic Copepods*. Recuperado de: <<http://copepodes.obsbanyuls.fr/en>>
- Rimoldi, D. 2008. *Estudo comparativo dos Copépodes Temora stylifera e T. turbinata na plataforma continental sudeste do Brasil na verao e inverno de 2002*. (Tesis de Maestría). Instituto Oceanográfico de la Universidad de Sao Pablo. Sao Pablo, Brasil.
- Rivas-Rojas, T., Díaz-Ramos, J., Troccoli-Ghinaglia, L., Charzeddine-Charzeddine, L., Subero-Pino, S. & Márquez, A. 2007. Variación diaria de algunas variables físico-químicas y de la biomasa del fitoplancton en una playa tropical, Cumaná, estado Sucre, Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 46 (1), 13-21.
- Romero, O. E., Baumann, K.-H., Zonneveld, K. A., Donner, B., Hefter, J., Hamady, B., Pospelova, V. & Fischer, G. 2020. Flux variability of phyto- and zooplankton communities in the Mauritanian coastal upwelling between 2003 and 2008, *Biogeosciences*, 17, 187–214, DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-17-187-2020>
- Rueda-Roa, D., Ezer, T. & Müller-Karger, F. 2018. Description and mechanisms of the mid-year upwelling in the southern Caribbean Sea from remote sensing and local data. *Journal of Marine Science and Engineering*, 6(2), 36. <https://doi.org/10.3390/jmse6020036>
- Smitha, P., Shivashankar, A. & Venkataramana, G. 2013. Zooplankton diversity of Chikkadevarayana canal in relation to physico-chemical characteristics. *Journal of Environmental Biology*, 34, 819-24.
- Tseng, L. C., Wang, Y. G., Lian, G. S. & Hwang, J. S. 2020. A multi-year investigation of the Temoridae (Copepoda, Calanoida) assemblage succession within the interplay waters of the northern South China Sea. *Crustaceana*, 93(3-5), 519-540. DOI: <http://dx.doi.org/10.1163/15685403-00004009>
- Villac, M., Lopes-Rivera, I., Rodrigo, T., Bassanello, R., Cunha, D., MartinelliFilho, J.E. & Santos, D. 2009. Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil / Ministério do Meio Ambiente; Rubens M. Lopes/IO-USP. [et al.], Editor. – Brasília: MMA/SBF. (Série Biodiversidade, 33), 440.
- Yan-Guo, W., Li-Chun, T., Bing-Peng, X., Rou-Xin, S., Xiao-Yin, C., Chun-Guang, W. & Jiang-Shiou, H. 2021. Seasonal Population Structure of the Copepod *Temora turbinata* (Dana, 1849) in the Kuroshio Current Edge, Southeastern East China Sea. *Applied Sciences* 11(16), 7545. DOI: <https://doi.org/10.3390/app11167545>.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.